稻之遺傳因子分析

第一報 稻之顏色遺傳因子及其他性狀之遺傳

謝 順 景

一、前 言

稻之遺傳因子分析曾由趙(1928)，山口(1937)，盛永(1933, 1938, 1940)，Kadam 及 Ramiah (1938)，Jodon (1940, 1943, 1948)，長尾及高橋(1943, 1946, 1947) 及其他研究者進行，但因此等研究者所用材料不盡相同，一作者所報告之遺傳因子往往不能與其他學者所研究的同一性狀相比較。最近幾年來長尾及高橋(1947, 1951, 1957)兩氏對稻稃尖及其他部位着色之遺傳，曾作甚詳細的研究，並結論說，稻體各部位之顏色係由色素原 (Chromogen) 遺傳因子 C 及有關還元物質的遺傳因子 S_p 所支配，而此二遺傳因子間有互助作用 (Complementary) 關係。此結果發現以後由其他學者所研究的各種遺傳現象均可藉此假說來說明。

為重新檢討由長尾及高橋二博士所創立的遺傳因子系統，筆者着手進行稻遺傳因子分析之試驗，並將初步試驗結果報告於本文。本研究所用的遺傳因子標識稻系統(Gene marker strains)，係由日本北海道大學的長尾正人博士及美國路州稻作試驗場(Louisiana Rice Experimental Station) 的 Nelson E. Jodon 博士供給，筆者謹向此二位學者致謝。

二、材料及方法

本試驗所用雜交親本中，10種係 Jodon 博士之遺傳因子標識稻 (Gene marker)，4種係長尾博士之材料，3種係筆者保存於本研究室的蓬萊種或日本型稻種。遺傳因子符號(Gene Symbol)採用長尾博士之方式，而由 Jodon 博士所定的遺傳因子符號，筆者根據長尾博士之原則，全部改寫為長尾式之因子符號。茲將上述之親本名稱及其原來遺傳因子型等示於第1表。

第1表 試驗材料之名稱及各遺傳性狀等

Table 1. List of strains used.

系統號 Strains	系統名 Local name	原來遺傳因子型 Putative genic constitution	說明 Description	備考 Note
A-5	赤室 Akamuro	C^{Br} S_p A R_p R_c R_d	稃尖紅色、內外穎着色、米紅色 Red apiculus, colored lemma and palea, Red seed coat.	Nagao's Marker
A-13	茶穗 Chabo	C^B s_p R_p	內外穎淡褐色 Tawny lemma and palea	Nagao's Marker
A-58	黑糯稻 Kuromochito	C^B S_p R_p P_n P_{la} gl	稃尖紫色、內外穎着色、莖節紫色、葉節及葉緣紫色、糯性 Purple apiculus, colored lemma and palea, purple node, purple leaf apex and margin, glutinous endosperm.	Nagao's Marker
H-59	無葉舌稻 Muyozetsto	C^B $S_p{}^d$ lg gl	稃尖淡褐色、無葉舌、糯性 Pink apiculus, liguleless, glutinous endosperm.	Nagao's Marker
7101		H_p P_l	內外穎紫色、葉紫色 Purple hull, purple leaf blade.	Jodon's Marker
7107		H_p	內外穎紫色 Purple hull	Jodon's Marker

7108		H_p	內外穎成熟後紅色 Ripening red lemma and palea.	Jodon's Marker
7111		H_w	內外穎成熟後白色 Ripening white lemma and palea.	Jodon's Marker
7126		l_h	葉無毛茸 Glabrous leaf.	Jodon's Marker
7156		l_h bc	內外穎無毛茸、脆弱性 Glabrous hull, brittle culm.	Jodon's Marker
7165		nk	稃尖無色、葉半捲 White apiculus, enclosed leaf.	Jodon's Marker
7184			Tizzy	Jodon's Marker
7237		A_p lgt df hg	稃尖紫色、長曲粒、內外穎無毛茸 Apiculus purple, long twisted grain, glabrous hull.	Jodon's Marker
7245		df	矮性、密粒 Dwarf, clustering spiklet.	Jodon's Marker
P123	臺中 65 號 Taichung No. 65.	—	稃尖抽穗期無色、成熟後淡褐色、米白色 Apiculus ripening brown	Domestic
C-1	五香梗 Wu-siang-Keng	—	稃尖紫色、內外穎紫色、米褐色 Purple apiculus, colored lemma and palea, brown seed coat.	Domestic
C-12		—	稃尖紫色、內外穎着色 Purple apiculus, colored lemma and palea.	Domestic

稃尖及柱頭着色情形之觀察在抽穗期舉行，記載時以"+"及"−"符號代表着色（由紫至紅色）及無色之個體。另外亦在不同時期觀察內外穎色，糙米色及植物體其他部位的顏色。糯及非糯性曾用碘鉀溶液 (Iodin solution) 檢定。

三、試 驗 結 果

1. 稃尖着色之遺傳

茲將親本，F_1 及 F_2 之稃尖着色情形示於第 2 表。第 2 表中之所有雜交組合均以臺中 65 號或P 123爲母本。臺中65號之稃尖在生育期間無色或呈綠色，但到成熟時呈淡褐色。全父母本中，稃尖呈紫色者有 7 種，呈紅色者有 2 種，而其他5種則無色。P123與稃尖着色品系(紫色或紅色)之所有雜交組合，在抽穗期間 F_1 全部着色，在 F_2 則一律分離爲 3 着色：1 無色之比率。

根據長尾及高橋二氏 (1951, 1957) 之研究，稃尖着色係受有互助作用 (Complementary effect) 的色素原 (Chromogen) 遺傳因子 C 及其還元因子 S_p 控制。C 及 S_p 因子各由複對立因子系列 (Multiple allelic gene series) 而成，而已知在 C 因子座上有5個因子，在 S_p 因子座上有 3 個因子而其遺傳因子間之優劣關係各爲：$C^B>C^{Bp}>C^{Bt}>C^{Br}>c$ 及 $S_p>S_p{}^d>s_p$。P123 之稃尖色在抽穗期間無色但在成熟期呈淡褐色，係由 $C s_p$ 之遺傳因子組合所表現的結果，其中之 C 遺傳因子可能爲 C^B，C^{Bp}，C^{Bt} 或 C^{Br}。A-58 及 H-59二品系爲長尾博士之遺傳因子標識稻，並已知遺傳因子型各爲 C^B S_p 及 C^B $S_p{}^d$。

當 P123 與 A-58 交配時，在抽穗期間 F_1 之稃尖與 A-58 同樣呈紫色，在 F_2 則分離爲 3 着色(紫至紅)：1 無色之比率。當將 P123 與 H-59 交配時，F_1 表示與 H-59 相同的淡紅色，於 F_2 則分離爲 9 深紅色 (C^B $S_p{}^d$)：3 淡紅色 (C^{Br} $S_p{}^d$) 及 4 無色 (C^B s_p, C^{Br} s_p) 之比率。當將 P123 與如7156，7184 及 7126的無色品系交配時，F_1 呈紅色，而 F_2 在抽穗期分離爲 9 紅色：7 無色之比率。因此 P123 之因子型可定爲 C^{Br} s_p。

當將7101，7127，C-12，7111，7237 及 C-1 等品系與 P123 雜交，其 F_1 及 F_2 全部如A-58同樣呈紫色，因此此等品系之因子型可能爲 C^B S_p。根據 Jodon 氏(1955)之來涵記載，7237 有 A_p 因子 (Apiculus purple)，此 A_p 因子可能相當於長尾氏之 C 因子。

稃尖無色而與 P123 雜交，其 F_2 表示3：1 之分離比者之因子型，可能爲 C S_p，因爲其 F_1

第2表 F_2 稃尖及柱頭色之分離

Table 2. Segregation for apiculus and stigma colorations in F_2

雜交組合 Crosses	母本 Female parent 稃尖 ap.	母本 Female parent 柱頭 st.	父本 male parent 稃尖 ap.	父本 male parent 柱頭 st.	F_1 稃尖 ap.	F_1 柱頭 st.	結實率 Ferti-lity %	F_2 稃尖 F_2 Apiculus being 有色 Colored 柱頭 Stigma +	F_2 稃尖 F_2 Apiculus being 有色 Colored 柱頭 Stigma −	F_2 稃尖 F_2 Apiculus being 無色 Colorless 柱頭 Stigma +	F_2 稃尖 F_2 Apiculus being 無色 Colorless 柱頭 Stigma −	總數 Total	稃尖 Apiculus 分離比 Segre-gation ratio	稃尖 Apiculus X^2	稃尖 Apiculus P	柱頭 Stigma 分離比 Segre-gation ratio	柱頭 Stigma X^2	柱頭 Stigma P	父本之遺傳型 Genotype of male parents 稃尖 Apiculus	父本之遺傳型 Genotype of male parents 柱頭 Stigma
P123 × A-58			p	p	p	p	88	354			135	489	3:1	1.632	0.2-0.3	1:0			$C^B S_p$ A	i(?) P_s i(?)
P123 × C-12			p	p	p	p	80	216			77	293	3:1	0.888	0.3-0.5	1:0			$C^B S_p$ A	i(?) P_s i(?)
P123 × 7101			p	p	p	p	70	406			143	549	3:1	0.321	0.5-0.7	1:0			$C^B S_p$ A	i(?) P_s i(?)
P123 × 7107			p	p	p	p	65	197			76	273	3:1	1.173	0.1-0.2	1:0			$C^B S_p$ A	i(?) P_s i(?)
P123 × 7156					R		80		143		125	268	9:7	0.912	0.3-0.5	0:1			$_cS_p$ A	
P123 × 7184					R				167		110	277	9:7	1.837	0.1-0.2	0:1			$_cS_p$ A	
P123 × 7126					R		82	58	118		135	311	9:7	0.015	0.8-0.9	9:55	51.978	0.01>P	$_cS_p$ A	I_2^{Ps} P_s i_1
P123 × 7245					B		75		429*		140	569	3:1	0.047	0.8-0.9	0:1			$c\,s\,p$ A	
P123 × 7156					B		85		288*		102	390	3:1	0.277	0.5-0.7	0:1			$c\,s\,p$ A	
P123 × H-59			R		R		80		166		51	217	3:1	0.260	0.1-0.2	0:1			$C^B S_p^d$ A	I_2^{Ps} P_s I_1^{Ps}
P123 × 7111			p	p	p			115	227		134	476	3:1	0.251	0.1-0.2	3:13	49.688	0.01>P	$C^B S_p$ A	I_2^{Ps} P_s i_1
P123 × 7237			p	p	p		40	117	263		124	504	3:1	0.042	0.8-0.9	3:13	36.155	0.01>P	$C^B S_p$ A	I_2^{Ps} P_s i_1
P123 × C1			p	p	p		80	73	113		52	238	3:1	1.260	0.2-0.3	3:13	51.290	0.01>P	$C^B S_p$ A	I_2^{Ps} P_s i_1
P123 × 7108			R		R		78	24	260		116	400	3:1	3.413	0.05-0.1	9:55	7.400	0.01>P	$C^{Bt} S_p$ A	I_2^{Ps} p_s i_1

Note 1. P....Purple. R....Red.
+....Colored. −....Colorless.
2. *....Light brown color after maturation.
3. The Taichung No. 65 or P 123 has C^{Br} sp A i_2 ^{Ps} I_1^{Ps}.

及 F_2 在抽穗期間均無色，但 F_1 及 ¾ 之 F_2 植株，在成熟後呈如 P123 之淡褐色之故。

根據上述之考察結果所定之各品系之因子型示於第 2 表之最後一欄上。

另外如趙(1928)，Jodon(1948)，盛永(1940)，長尾(1951)及高橋(1957)各氏所指出，除如上述之二因子控制稃尖着色外，尚有第三個因子(A 因子由長尾所定，或 A_p 因子由盛永所定) 支配稃尖之着色。

此第 3 因子有將由 C 及 S_p 共同作用所產生的花青素 (Anthocyanin pigment) 分佈於稃尖上之作用。根據長尾及高橋二氏(1951，1957)之記載，A-58 及 H-59 兩系統均有顯性 A 因子，由此而推測，本研究中所用的所有品系均有 A 因子。

2. F_2 柱頭色之分離

一般稻種中，柱頭有顏色之植株，其稃尖亦有顏色，但稃尖有色者，其柱頭未必全部有色。換言之，支配稃尖顏色之遺傳因子，對支配柱頭色之遺傳因子有上位 (epistatic) 關係。在第 2 表所示試驗結果亦符合此種關係，雖然亦有例外發表 (Jodon 1929, Oka 未發表)。

就柱頭着色而言，如在第 2 表所示，可看到如第 3 表所示之各種不同的遺傳方式。

第 3 表　柱頭顏色之分離方式

Table 3. The different manners of inheritance of coloration of stigma.

方式 Cases	稃尖色 Apiculus color		F_1 柱頭色 F_1 Stigma color	F_2 稃尖着色植株內之柱頭分離比 F_2 Stigma color segregation ratio in apiculus colored plant	備註 Note
	母本 Female	父本 Male			
(1)	−	+	+	+ − 1 : 0	A-58，C-12 7101，7107
(2)	−	+	−	3 : 13(?)	7111，7237，C-1
(3)	−	−	−	0 : 1	H-59
(4)	−	−	−	9 : 55	7108

*……P_s 與稃尖着色因子有完全連鎖之關係。

*　Complete linkage of P_s with apiculus color gene.

因爲柱頭着色在稃尖着色之下位，故柱頭色之出現需要屬於與 C S_p 及 A 因子下位之 P_s 遺傳因子之存在。P_s 可認爲係將 C S_p 及 A 之相互作用結果所產生的色素分佈於柱頭之分佈遺傳因子 (Distributing gene)。

爲說明第 3 表的 "第一場合"，需假定雙親均具有顯性遺傳因子 P_s。爲說明 "第二場合"，需假定至少有兩對有互助作用 (Complementary) 關係之抑制因子 (Inhibitors) I_1^{ps} 及 I_2^{ps} 之存在。因爲 P123 具有 P_s 遺傳因子之故。對於 "第三場合"，需要假定二抑制因子中之一個與 S_p 因子有連鎖關係，H-59 具有 S_p^d 之因子型，因此雖需進一步之試驗，但 S_p^d 可假定爲有相當於 $S_p+I_2^{ps}$ 之作用。

據上面之考察結果而推測之，母本P123之因子型爲 $C^{Br}{}_{sp}$ i_2 A P_s I_1^{ps},，A-58，C-12，7101 及7107爲 C^B S_p i(?) A P_s i(?)，7111，7237 及 C-1 爲 C^B S_p I_2^{ps} A P_s i_1，H-59 爲 C^B S_p^d I_2^{ps} A P_s I_1^{ps} 及7126爲 c S_p I_2^{ps} A P_s i_1。但仍需進一步的試驗才能證實此等假定之眞實性。

對 "第四場合"，若吾人將7108之因子型假定爲 C^{Bt} S_p I_2^{ps} A $_{ps}$ i_1 時，其遺傳行爲暫可解釋，雖然並非爲最後的結論。

3. 葉片，葉鞘，莖節及節間顏色之遺傳

7101及A—58二系統在葉之邊緣及中筋上，有紫色條紋。根據長尾氏(1951)之記載，其遺傳因子型係屬於 P_l 因子系列的 P_{la} 因子，而 P_{la} 與 C 與糯性因子 gl 有連鎖關係。P_{la} 係將由 C 及 S_p 之相互作用所產生的色素分佈於葉片的分佈因子。A-58 之遺傳因子型曾經長尾氏之研究後定爲 $C^BS_pP_l$。對本性狀而言，7101可能具有相同的遺傳型。當此等系統與具有 $C^{Br}{}_{sp}$ 的 P 123 雜交，則 F_2 在就稃尖着色植株內分離爲 3 着色與 1 無色的葉色。因此 P123 除具有 $C^{Br}{}_{sp}$ 因子

之外，應尙有隱性因子 p_{la}。

葉鞘的顏色時常與葉片之顏色相關連，因此，P_{la} 似有分佈色素至葉片及葉鞘二部位之作用。莖節的顏色亦爲一與稃尖着色相伴行動的分佈因子。A-58的莖節呈紫色，當與莖節無色的P123雜交時F_2 分離爲9：7之比率。根據長尾(1951)及高橋(1957)之硏究，莖節的顏色受 C 因子系列下位(Hypostatic) 的 P_n 因子支配。然而若吾人考慮 P123×A-58 後代 9：7 之分離比，則應有兩對與 P_n 相同作用的因子存在。

A-58 及7101之節間呈紫色。根據 Kadam and Ramiah (1943)，Ntp 因子對節間色之出現有關係。然據長尾(1951)之報告，節間色之產生與稃尖色之因子 $C^B{}_{sp}$ 有連帶關係。

4. 穎色之遺傳

根據長尾及高橋二氏(1948)之報告，稻內外穎之顏色受 R_p 因子支配，R_p 因子有將由 C 及 S_p 之相互作用所產生的色素分佈於全內外穎上面之作用。又根據長尾氏(1951)，之記載內外穎紫色的 A-58 之因子型爲 $C^B\ S_p\ R_p$，因 7101 的內外穎着色情形與此完全相同，故本品系統所定的因子型係 "H_p" 因此 H_p (Hull purple) 可能相當於 $C^B\ S_p\ R_p$。當此等品系與 P123 雜交時，F_1 之穎呈深紫色，在 F_2如第 4 表所示在抽穗期間分離出27紫色及37綠色個體。但到成熟後，着色方式隨各遺傳因子型之不同而大爲改變，至小可分出如第 5 表所示之 5 種不同表現型 (Phenotype)。

A-13 之內外穎在抽穗期呈綠色，但在成熟期則呈褐色，根據長尾氏，其因子型爲 $C^B\ {}_{sp}\ R_p$。當將 A-13與具有 $C^{Br}\ {}_{sp}\ {}_{rp}$ 因子型的 P123 雜交時，F_2 在成熟期分離爲 3 tawny 及 1 straw white 之比率，此種現象與成熟期間 P123 之稃尖着色方式相同。

第 4 表 P123 ($C^{Br}\ {}_{sp}\ {}_{rp}$)×7101 ($C^B\ S_p\ R_p$) F_2 抽穗期穎色之分離比

Table 4. Segregation ratio for lemma and palea colorations at heading time, in the F_2 of P 123 ($C^{Br}\ {}_{sp}\ {}_{rp}$) ×7101 ($C^B\ {}_{sp}\ R_p$).

類別 Classes	稃尖內外穎紫色 Apiculus, lemma and palea purple	稃尖內外穎無色 Apiculus, lemma and palea colorless	總數 Total
	$C^B\ S_p\ R_p$	Other gene combinations	
觀察數 Observed	120	147	267
理論數 Expected (27:37)	112.64	154.36	267

$X^2=0.831$ $0.3> P >0.5$

第 5 表 P123 ($C^{Br}\ {}_{sp}\ {}_{rp}$)×A-58 ($C^B\ S_p\ R_p$) F_2 成熟期穎色之分離比

Table 5. Segregation ratio for lemma and palea coloration at maturity in the F_2 of P 123 ($C^{Br}\ {}_{sp}\ {}_{rp}$)×A-58 ($C^B\ S_p\ R_p$).

類別 Classes	稃尖內外穎紫色 Apiculus, lemma and palea purple	稃尖紫色內外穎綠色 Apiculus purple, lemma and palea green	稃尖內外穎褐色 Apiculus, lemma and palea tawny	稃尖褐色內外穎白色 Apiculus tawny, lemma and palea white	稃尖內外穎在抽穗期呈紅色或綠色，成熟後呈白色 Apiculus, lemma and palea are red or green at the heading, became straw white at maturation	總數 Total
	$C^B\ S_p\ R_p$	$C^B\ S_p\ {}_{rp}$	$C^B\ {}_{sp}\ R_p$	$C^B\ {}_{sp}\ {}_{rp}$	$C^{Br}\ {}_{sp}\ R_p$, $C^{Br}\ {}_{sp}\ R_p$ $C^{Br}\ {}_{sp}\ {}_{rp}$, $C^{Br}\ {}_{sp}\ {}_{rp}$	
觀察數 Observed	200	69	70	19	80	438
理論數 Expected (27:9:9:3:16)	184.78	61.59	61.59	20.54	109.5	438

$X^2=11.241$ $0.02> P >0.05$

第6表 P123 (C^{Br} $_{sp}$ $_{rp}$)×A-13 (C^{B} $_{sp}$ R_p) F_2 成熟期穎色之分離比

Table 6. Segregation ratio for lemma and palea coloration at maturity in the F_2 of P123 (C^{Br} $_{sp}$ $_{rp}$) ×A-13 (C^{B} $_{sp}$ R_p).

類別 Classes	內外穎成熟後呈褐色 Lemma and palea ripening tawny	內外穎成熟後呈無色 Lemma and palea ripening white	總數 Total
	C^B $_{sp}$ R_p, C^{Br} $_{sp}$ R_p	C^B $_{sp}$ $_{rp}$, C^{Br} $_{sp}$ $_{rp}$	
觀察數 Observed	431	139	570
理論數 Expected (3:1)	427.5	142.5	570

$X^2=0.115$ 0.7> P >0.8

5. 糙米色之遺傳

根據長尾及高橋二氏(1947)之報告，糙米的紅色經 R_c 及 R_d 兩對因子之相互作用後出現，而 R_c 單因子存在時，在成熟期現出淡褐色。7156及7101之糙米呈淡褐色，其因子型可能爲 R_c $_{rd}$。此等品系與糙米無色的 P123 交配時，在 F_2 分離出3褐色米及1白米植株，因此P123之糙米色之因子型可能爲 $_{rc}$ $_{rd}$。

6. 其他各種形態性狀之遺傳

脆弱性 (Brittle culm): 7156之莖，葉及其他營養部分，因加輕壓而折斷。根據 Jodon (1933, 1948)，盛永及福島(1943)諸氏之研究，此種脆弱性爲一對隱性因子 $_{bc}$ 所控制，如第7表所示，7156×P123 之 F_2 分離爲3正常及1脆弱性之比率。在本研究之範圍內 $_{bc}$ 因子與其他因子之間無連鎖發現。

光滑內外穎 (Glabrous hull): 7126及7156之稻殼(或內外穎)缺少毛茸而呈光滑狀態。隱性因子 $_{lh}$ 爲 Jodon 氏(1948)所擬定，以代表此性狀。在 P123與7126及7156之雜交，F_2 分離爲3有毛茸及1無毛茸之比率，此結果與 Jodon 氏(1948)之結果相同。

無葉舌 (LiguleIessness): 根據趙(1928)及 Jodon(1948)等氏之試驗，無葉舌受一對隱性因子 $_{lg}$ 支配。H-59缺少葉舌。在 P123×H-59 之 F_2 雖理論數與實測數之卡方値 (Chi-square value) 較大，但參照前人之研究認爲有葉舌及無葉舌之分離比爲3：1。$_{lg}$ 植株少於理論値之理由尙待研究。

P123 與 A-5 兩系統之葉舌均較短 (約1公分)。但兩者之 F_1 之葉舌較雙親略長 (約爲2公分)。在 F_2，長葉舌及短葉舌分離爲9：7之比率(第7表)。此種分離比表示，有一組兩對互助因子 (Complementary gene) 控制葉舌之長短。筆者將此兩對因子暫定爲 S_{lg1} 及 $_{slg2}$，則 P123 及 A-5 之因子型可假定爲 S_{lg1} $_{slg2}$ 及 $_{slg1}$ S_{lg2}。在本研究之範圍內未發現 $_{lg}$ 因子與其他因子間有連鎖關係。

彎曲谷粒 (Twisted grains): 7237之各粒呈稍彎曲狀態，Jodon 氏(1955)曾定一對隱性因子 $_{lgt}$ 代表此性狀。筆者之試驗結果亦表示同樣的單隱性分離(第7表)。

糯性 (Glutinous eudosperm): 糯×糯之後代全無糯性，而非糯性×非糯性之後代則全部非糯性，故認爲糯性受單隱性遺傳因子支配。長尾氏(1951)定此性狀之因子符號爲 $_{gl}$，但 Jodon氏(1948)則定之爲 $_{wx}$。在 P123×H-59及 P123×A-58 之 F_2 中均表示3非糯：1糯之分離比。

矮性 (Dwarfness): 7237及7245之植高各爲75cm及30cm。經試驗結果，兩者均受單隱性因子 d 控制，即二矮稻與 P123 雜交之 F_2 均表示3：1之分離比。如第9表所示7237之矮性與穎色因子 S_p 有連鎖關係。

第7表 各遺傳性狀在 F_2 之分離比

Table 7. Segregation ratios for various characters in F_2

遺傳性狀 Characters	雜交組合 Crosses	觀察數 Observed number			分離比 Segregation ratio	X^3	P
		顯性 Dominant	隱性 Recessive	總數 Total			
褐色米 Brown pericarp (R_c)	P123×C1	180	63	243	3:1	0.111	0.7–0.8
	P123×7101	395	147	542	3:1	1.301	0.2–0.3
	P123×7156	171	68	239	3:1	1.518	0.2–0.3
葉身紫色 Purple leaf blade (P_{la})	P123×A-58	276	209	485	9:7	0.147	0.7–0.8
	P123×7101	293	252	545	9:7	1.371	0.2–0.3
莖節紫色 Purple node (P_n)	P123×A-58	517	415	932	9:7	0.229	0.5–0.7
節間紫色 Purple internode (N_{tp})	P123×7101	402	147	549	3:1	0.932	0.3–0.5
	P123×7111	371	145	516	3:1	2.646	0.1–0.2
葉節紫色 Purple pulvinus (P_{pv})	P123×A-58	268	170	438	9:7	4.336	0.02–0.05
葉茸紫色 Purple auricle (P_{au})	P123×A-58	280	99	379	3:1	0.254	0.5–0.7
糯性 Glutinous endosperm (gl)	P123×A-58	725	207	932	3:1	3.869	0.05–0.10
	P123×H-59	173	41	214	3:1	3.894	0.05–0.10
脆弱性 Brittle culm (bc)	P123×7156	192	47	239	3:1	3.628	0.05–0.10
光滑穎 Glabrous hull (th)	P123×7126	241	80	321	3:1	0.001	0.90–0.95
	P123×7156	181	62	243	3:1	0.034	0.80–0.90
	P123×7237	228	71	299	3:1	0.251	0.5–0.7
無葉舌 Ligule-lessness (lg)	P123×H-59	178	36	214	3:1	7.632	0.01
短葉舌 Short ligule (slg)	P123×A-5	351	257	608	9:7	0.541	0.3–0.5
長曲粒 Long twisted grain (ltg)	P123×7237	235	84	319	3:1	0.302	0.5–0.7
脫粒性 Shattering (S_h)	P123×7237	228	90	318	3:1	1.849	0.1–0.2
芒 Awn (A_n)	P123×A-5	338	271	609	9:7	0.139	0.7–0.8
	P123×A-13	416	151	567	3:1	0.805	0.3–0.5
長護穎 Long empty glume (lng)	P123×H-25	625	196	821	3:1	0.558	0.3–0.5
散開型 Lazy (la)	P123×H-25	627	194	821	3:1	0.975	0.3–0.5
葉舌色 Purple ligule (P_{lg})	P123×A-58	279	203	482	9:7	0.524	0.3–0.5

長護穎 (Long empty glumes): H-25 之護穎之長度與內外穎相同，根據 Jodon (1933)，盛永及福島(1943)等氏之報告，本性狀爲單一隱性遺傳性狀。長尾氏(1951)曾定 lng 符號，以代表此遺傳性狀。

散開性或向地性 (Lazy): H-25 之植株不往上面伸長而與地面平行方向生長並成散開狀態。對此性狀 Jodon 氏(1948) 曾取 la 之因子符號。la 因子可能與長尾氏之 s_g 因子相同。本研究結果亦證明散開性受單隱性因子支配，在本研究之範圍內未能發現，la 因子與其他因子間有連鎖關係。

彎曲稻莖 (Twisted stem): 7237 之稻莖呈彎曲狀態，自 P123×7237 F_2 之分離情形而觀，

此性狀似受筆者所暫定的互助因子 t_{s1} t_{s2} 所支配。莖彎曲結果常使分蘖向外生長，並使成略散開 (Spreading) 狀態，此性狀似容易受環境之影響。

第8表 顏色遺傳因子與其他性狀獨立性之檢定

Table 8. Tests of independence between color genes and other characters.

兩對因子有關時

(a). When two gene loci are concerned.

有關遺傳因子 Genes concerned (Ab Bb)	雜交組合 Crosses	聯合性狀 Combined characters				總數 Total	分離比 Segregation ratio	X^2	P
		AB	Ab	aB	ab				
$S_p/_{sp}$—$+/_{lh}$	P123×7237	169	66	59	25	319	9:3:3:1	2.351	0.5-0.7
$S_p/_{sp}$—$+/_{lgt}$	P123×7237	166	66	73	18	323	9:3:3:1	4.635	0.1-0.2
$S_p/_{sp}$—$S_h/+$	P123×7237	168	60	60	30	318	9:3:3:1	5.824	0.1-0.2
$S_p/_{sp}$—$+/_{gl}$	P123×H-59	129	35	44	6	214	9:3:3:1	5.815	0.1-0.2
$S_p/_{sp}$—$+/_{lg}$	P123×H-59	133	29	45	7	214	9:3:3:1	7.896	0.02-0.05
$R_c/_{rc}$—$+/_{lh}$	P123×7156	124	56	47	13	240	9:3:3:1	3.851	0.2-0.3
$R_c/_{rc}$—$+/_{bc}$	P123×7156	143	27	52	18	240	9:3:3:1	9.360	0.02-0.05
$R_c/_{rc}+N_{tp}/_{ntp}$	P123×7101	293	102	105	43	543	9:3:3:1	3.937	0.2-0.3
$R_c/_{rc}+S_p/_{sp}$	P123×C-1	140	42	49	12	243	9:3:3:1	1.053	0.7-0.8
$R_c/_{rc}+S_p/_{sp}$	P123×7101	297	110	98	43	548	9:3:3:1	3.377	0.2-0.3
$R_p/_{rp}$—$A_n/_{an}$	P123×A-13	322	94	109	45	570	9:3:3:1	4.075	0.2-0.3
$+/_{lh}$—$+/_{lgt}$	P123×7237	175	63	58	22	318	9:3:3:1	0.637	0.8-0.9
$+/_{lh}$—$+/_{d}$	P123×7237	183	52	67	17	319	9:3:3:1	2.386	0.3-0.5
$+/_{lh}$—$S_h/_{sh}$	P123×7237	165	70	63	20	318	9:3:3:1	3.073	0.3-0.5
$L_{gn}/_{lgn}$—$S_h/_{sh}$	P123×7237	174	70	54	20	318	9:3:3:1	2.469	0.3-0.5
$+/_{d}$—$S_h/_{sh}$	P123×7237	186	63	44	25	318	9:3:3:1	6.058	0.1-0.2
$+/_{lng}$—$^{+}/_{la}$	P123×H-25	475	150	152	44	821	9:3:3:1	2.451	0.3-0.5

三對因子有關時

(b). When three gene loci are concerned.

有關遺傳因子 Genes concerned (Aa Bb Cc)	雜交組合 Crosses	聯合性狀 Combined characters				總數 Total	分離比 Segregation ratio	X^2	P
		ABC	ABc	AbC aBC abc	Abc aBc abc				
$C/_{c}, S_p/_{sp}$—$+/_{lh}$	P123×7126	135	39	96	41	311	27:9:21:7	2.325	0.5-0.7
$C/_{c}, S_p/_{sp}$—$+/_{bc}$	P123×7156	106	20	89	28	243	27:9:21:7	7.056	0.02-0.05
$C/_{c}, S_p/_{sp}$—$R_c/_{rc}$	P123×7156	95	47	29	23	244	27:9:21:7	6.300	0.1-0.2
$N_tp_1/_{nt}p_1, N_tp_2/_{nt}P_2$—$/_{lh}$	P123×7126	121	48	108	32	309	27:9:21:7	1.673	0.5-0.7
*$P_{la1}/p_{la1}, P_{la2}/p_{la2}$—$R_c/_{rc}$	P123×7101	210	76	185	72	543	27:9:21:7	4.529	0.2-0.3
$P_{la1}/p_{la1}, P_{la2}/p_{la2}$—$/_{gl}$	P123×A-58	220	56	167	42	485	27:9:21:7	6.029	0.1-0.2
$P_{n1}/p_{n1}, P_{n2}/p_{n2}$—$/_{gl}$	P123×A-58	207	59	178	40	484	27:9:21:7	6.725	0.05-0.10
$+/_{lh}$—$T_{s1}/_{ts1}, T_{s2}/_{ts2}$	P128×7237	134	45	101	39	319	27:9:21:7	0.506	0.3-0.5
$S_h/_{sh}$—$T_{s1}/_{ts1}, T_{s2}/_{ts2}$	P123×7237	132	46	97	43	318	27:9:21:7	2.528	0.3-0.5

7. 顏色遺傳因子與其他性狀之連鎖

本研究中所看到的各性狀如第 9 表所示，大部分與顏色遺傳因子無連鎖關係，但在 P123×7237之組合中，顏色遺傳因子 S_p 與矮性遺傳因子 d，彎曲莖遺傳因子 t_{s1} (t_{s2}) 之間有連鎖關係。另外彎曲粒遺傳因子 l_{tg} 與 d 及 t_{s1} (或 t_{s2}) 遺傳因子之間亦有連鎖關係(第 9 表)。

第 9 表　卡方值表示性狀間之連鎖(P123×7237)

Table 9. Chi-square values showing linkage found from the test of independence in P123×7237

有關遺傳因子 Geneconcened (A) (B)	聯合性狀 Combined character AB	Ab	aB	ab	總計 Total	X^2
S_p—d	170	80	58	11	319	11.321*
S_p—t_{s1} (t_{s2})	115	113	64	27	319	13.463*
l_{tg}—t_{s1} (t_{s2})	147	88	32	52	319	15.878*
d—t_{s1} (t_{s2})	155	95	24	45	319	16.621*
l_{tg}—d	218	17	32	52	319	103.430*

* Significant

交換率之計算採用Immer之積算法(Product methed)，茲將所計算之交換值整理於第10表。

第10表　P123×7237 F_1 之遺傳型及遺傳因子交換率

Table 10. The F_1 genotypes and recombination values in P 123×7237

遺傳因子對 Gene pair	F_1 遺傳因子型 F_1 Genotype	連鎖面 Phase	F_2表現型 F_2 phenotype	公式 Formula	觀察數 Observed number	理論數 Expected number	交換率 Recombination value %	X^2	P
S_p—d (3:1)(3:1)	$\frac{C^{Br}\ s_p +}{C^B\ S_p\ d}$	R	+ +	$\frac{1}{4}(2+P)$	170	170.63	37.35±0.039	3.535	0.3-0.5
			+ −	$\frac{1}{4}(1-P)$	80	68.62			
			− +	$\frac{1}{4}(1-P)$	58	68.62			
			− −	$\frac{1}{4}P$	11	11.13			
S_p—t_{s1} (t_{s2}) (3:1)(9:7)	$\frac{C^{Br}\ s_p\ TS_1\ TS_2}{C^B\ S_p\ t_{s1}\ t_{s2}}$	R	+ +	$\frac{3}{16}(2+P)$	115	122.75	22.92±0.024	2.210	0.5-0.7
			+ −	$\frac{3}{16}(2-P)$	113	116.50			
			− +	$\frac{3}{16}(1-P)$	64	56.69			
			− −	$\frac{1}{16}(1+3P)$	27	23.06			
l_{tg}—d (3:1)(3:1)	$\frac{L_{gt} +}{l_{gt}\ d}$	C	+ +	$\frac{1}{4}(2+P)$	218	215.27	16.37±0.016	5.018	0.1-0.2
			+ −	$\frac{1}{4}(1-P)$	17	23.93			
			− +	$\frac{1}{4}(1-P)$	32	23.93			
			− −	$\frac{1}{4}P$	52	55.77			

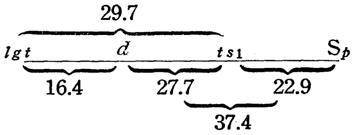
ltg—ts_1(ts_2) (3:1)(9:7)	$\frac{L_{gt}\ T_{s1}\ T_{s2}}{lgt\ ts_1\ ts_2}$	C	+	+	$\frac{3}{16}(2+P)$	147	149.20	29.67±0.029	0.306	0.95-0.98
			+	−	$\frac{3}{16}(2-P)$	88	90.05			
			−	+	$\frac{3}{16}(1-P)$	32	30.24			
			−	−	$\frac{1}{16}(13+P)$	52	49.51			
d—$ts_1\ ts_2$ (3:1)(9:7)	$\frac{+T_{s1}\ T_{s2}}{d\ ts_1\ ts_2}$	C	+	+	$\frac{3}{16}(2+P)$	155	150.89	27.72±0.003	2.079	0.5-0.7
			+	−	$\frac{3}{16}(2-P)$	95	88.38			
			−	+	$\frac{3}{16}(1-P)$	24	28.55			
			−	−	$\frac{1}{16}(13+P)$	45	51.18			

* 交換率之標準誤差，用 Immer's 公式即(3:1)×(3:1)： $S.E.P=0.6745\sqrt{\frac{(1-P^2)\ (2+P^2)}{2N\ (1+2P^2)}}$

(3:1)×(9:7)：$S.E.P=0.6745\sqrt{\frac{(1+3P^2)(1-P^2)(4-P^4)}{3NP^2\ (5+2P^2-4P^4)}}$

* S. E. P. was calculated by Immer's formula shown above.

由第10表可知，S_p 與 d (7237)以37.50%之交換率相互連鎖，因爲7237系統所具之 d 因子未被列入長尾氏之連鎖羣，同時亦未被列入 Jodon 氏之第10羣，此遺傳因子可能應添加於 S_p 羣的新因子座。稃尖着色因子 S_p 同時與彎曲莖 t_{s1} (或 t_{s2})以 22.9%之組換率連鎖。t_{s1} (或 t_{s2})又與彎曲粒因子 ltg 連鎖其組換率爲 29.67%，t_{s1} 又以 27.73%之距離與 d 因子相連鎖。基於此等發現，S_p 羣之因子次序可假定如下：



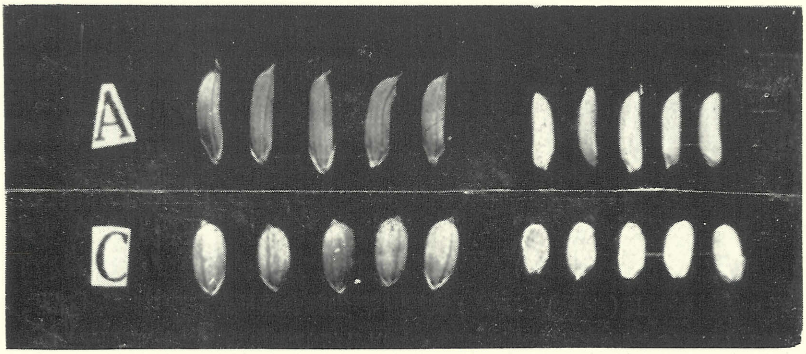
四、討　　　論

長尾及高橋二氏(1956，1958)之研究結果表示，稻稃尖之着色爲有相互作用關係之C S_p 及 A 三對遺傳因子所控制。在本試驗中之觀察結果雖未包括 A:a 因子之分離，但其他試驗結果均可藉長尾及高橋二氏所創立的遺傳因子系統來說明。臺灣的代表性日本型品種，臺中65號的稃尖着色之遺傳型經本研究結果已定之爲 $C^{Br}ps$ A。

柱頭着色之遺傳因子系統較稃尖着色遺傳因子更爲複雜。與前人(Ramiah K. 1953，高橋1958)之研究結果同樣，本研究亦觀察到柱頭着色爲稃尖着色之下位 (Hypostatic 之事實， 同時亦發現將形成於稃尖上的色素分佈於柱頭上的顯性柱頭因子之存在。柱頭着色與柱頭無色之品系間之雜交組合之 F_1 無色，而在 F_2 柱頭無色者較有色者爲多。爲完全解釋此試驗結果，必須假定二對抑制因子 (Inhibitor) 相互作用(Complementary effect)後抑制柱頭顏色之產生。同時需假定二抑制因子中之一個與柱頭着色因子 S_p 有連鎖關係。然而在某種特殊雜交組合，不甚符合，柱頭着色在稃尖着色之下位之一般原則，而產生稃尖無色而柱頭有色之植株 (Jones 1929，Oka 未發表)。

稻體其他部位例如，葉莖等部位之，着色似乎與柱頭着色之遺傳因子系統相似，而整個着色方式可能由於多數遺傳因子以極複雜的方式互相作用結果所生。本研究係一初步的調查，爲討論着色系統之整體尚嫌資料不足。但可指出說，顏色遺傳之研究佔去稻遺傳因子分析之非常重要之環。

最近長尾及高橋(1959) 發現 10 個連鎖羣，但在其 S_p羣內僅包括 S_p R_d (red pericarp) 及 P_n

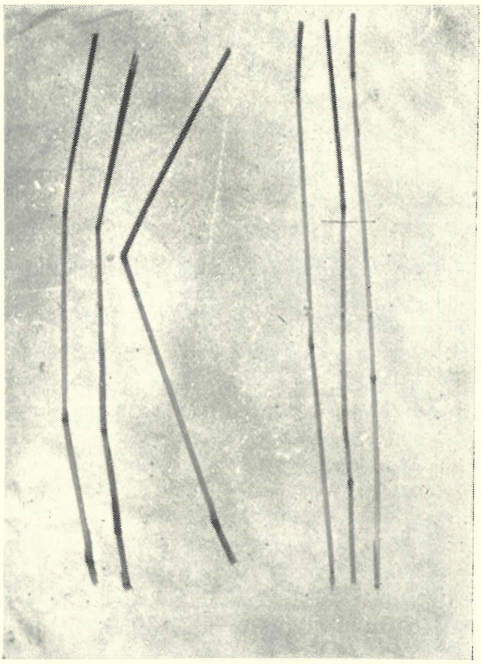


第一圖　長曲谷粒(A)及正常谷粒(C)

Fig. 1. Long twisted (A) and normal grains (c)

第二圖　矮稻(7237)(右)及正常稻(臺中65號)(左)之比較

Fig. 2. Dwarf plant, 7237 (right) compared with normal, Taichung no. 65 (left)



第三圖　曲莖(左)與正常型(右)之比較

Fig. 3. Twifted stems compared with normal

(Purple node) 之三個遺傳因子。本研究中增添三個新遺傳因子 t_{s1} (twisted stem)，d (dwarf) 及 $_{lgt}$ (long twisted grain)。至於此等遺傳因子，是否在 S_p 因子座上，可看 F_1 因子型之分離情形而容易獲得結論。

另外尙可討論之事乃爲，在某雜交組合內所假定之遺傳因子型雖爲正確，但觀察分離比與理論比之差異甚顯著。此可能因於授精競爭或由於配偶子退化所引起之雜種不稔性所致。調査遠緣品系間之雜種遺傳性狀時，應該將結實率之變異與性狀之分離比之變化，同時考慮在內。

五、摘　　要

爲探討水稻稻體各部位之顏色及其他性狀之遺傳因子系統，筆者利用 Jodon，長尾及高橋各氏之遺傳因子標識稻 (gene markers) 與臺灣蓬萊種，臺中65號等雜交，並觀察顏色及各性狀在 F_2 之分離情形。根據長尾氏(1951)之研究，支配稻稃尖顏色之遺傳因子有 C, S_p 及 A 之三對。本試驗根據此等因子系統之假說對供試稻品種，加以分析並定各系統之遺傳因子型。

柱頭之着色一般在稃尖着色之下位 (Hypostatic) 而受將由 C, S_p 及 A 三因子之相互作用所產生的色素分佈至柱頭之 P_s 因子支配。除此之外，柱頭色又爲有互助作用 (Complementary) 關係之 I_1^{ps} 及I_2^{ps} 之兩對抑制因子 (Inbibitors)，所支配，其中之 I_2^{ps} 與 S_p 有完全連鎖之關係，對於稃尖以外之植物體，卽穎色、葉鞘、葉節及葉間等部位着色之遺傳亦認爲係在稃尖着色之下位。

另外對各形態遺傳因子亦曾作研究。曲莖受 t_{s1} 及 t_{s2} 之兩對穩性因子支配，其中之一與 S_p 有連鎖關係。在 S_p 因子座之附近，t_{s1} (或 t_{s2}) 與 $_{ltg}$ (長曲粒)，t_{s1} (或 t_{s2}) 與 d (7237之矮性)，S_p 與 d 之間有連鎖關係，其因子之交換値 (Recombination value) 均有計算。植物體脆弱性 (Brittle culm)，谷粒無毛 (Glabrous hull)，無葉舌 (Ligulelessness)，長護穎 (Long empty glumes) 及散開性 (Lazy) 等均受單隱性因子控制，此等性狀在本研究之範圍內未能找到連鎖關係。

六、引　用　文　獻

(1) CHAO L. F. 1928: Linkage studies in rice. Genetics 13:123-169.

(2) JONES J. W. 1930: Inheritance of antocyanin pigmentation in rice. Jour. Agr. Res. 40:1105-1123.

(3) KADAM B. S. and RAMIAH K. 1943: Symbolization of gene in rice. Ind. Jour. Genet. and plant Breed. 3(1):7-27.

(4) JODON N. E. 1948: Summary of linkage data. Report of Plant Industry Station U. S. D. A., No. 112 cc:L-32.

(5) ______ 1955: Present status of rice genetics. Jour. Agr. Assoc. of China. New ser. 10:5-21.

(6) MORINAGA T. (1940): Linkage between phenol reaction gene and some other genes. Jap. Jour. Genet. 19:206-218.

(7) NAGAO S. (1951): Genic analysis and linkage relationship of characters in rice. Advances in Genetics. 4:181-212.

(8) ______ and Takahashi M. 1956: The third gene in apiculus coloration in rice. Jap. Jour. Bot. 15(2):141-151.

(9) ______ and ______ 1959: Linkage groups in rice. Unpubl.

(10) TAKAHASHI M. (1957): Analysis on apiculus color genes essential to anthocyanin coloration in rice. Jour. Facalty of Agr, Hokkaido Univ. 50 pt 3:266-362.

(11) ______ 1958: Genetical studies on rice plant XXII. Genes for localization of anthocyanin pigment in stigma. Jap. Jour. Breed. 8(3):142-148.

(12) YAMAGUCHI Y. 1937: Inheritance of rice Jap. Jour. Genet. 15

謝　　辭

本研究承美國洛氏基金委員會及國家長期科學發展委員會之經費補助得以進行，筆者謹向此委員會致謝。本研究期間承中央研究院植物研究所所長李先聞博士之鼓勵及日本國立遺傳研究所岡彥一博士之指導及校閱文稿，謹向此二位學者表示衷心之謝意。在本研究期間又蒙中央研究院植物研究所譚外元先生及臺灣省農試所遺傳研究室各位同仁之多方協助，併此謝忱。

GENIC ANALYSIS IN RICE

I. Coloration Genes and inheritance of other characters in rice.

by

SUNG-CHING HSIEH

SUMMARY

In order to investigate the systems of genes for colorations at various parts and other characters of the rice plant, established by Nagao and Takahashi (1951–1959) and by Jodon (1948–1955), strains designated as gene markers by these authors were crossed with a strain of Taichung No. 65, a represententive Japonica variety of Taiwan. The anthocyanic coloration of apiculus is controlled by three complementary genes symboled by Nagao (1951) C, S_p and A. Their combinations in the used strains were determined first based on F_2 segreation ratios. Next, the coloration of stigmas is usually hypostatic to that of apiculus. A gene P_s, which spreads the pigment produced by C, S_p and A into stigmas, was assumed for this character. It should be assumed further, however, that there are two complementary inhibitors which suppress the action of P_s, symboled I_1^{Ps} and I_2^{Ps}, and that the latter is linked with S_p. Further genes for colorations in other parts of the plant, i. e. glumes, leaf sheath, node and internode, which were generally hypostatic to apiculur coloration, were surveyed.

Genes for various morphological traits were also investigated in addition. The twistedness of stems was found to be controlled by duplicated recessive genes $_{ts1}$ and $_{ts2}$. One of them was linked with S_p. Around the S_p locus, further, linkage relations were found between $_{ts1}$ (or $_{ts2}$) and $_{ltg}$ (long twisted grain), $_{ts1}$ (or $_{ts2}$) and *d* (dwarfness in strain 7237), and between S_p and *d*, and recombination fractions were estimated for each. Brittleness of culms, glabrousness of hulls, ligulelessness, long empty-glumes, and lazyness were each found to be controlled by a recessive gene. No linkage relation could be detected for them within the materials used.